

ANALYSE DES ALLOMETRIES ENCEPHALO-SOMATIQUES CHEZ L'ADULTE DE *LAMPETRA FLUVIATILIS*

par

Roland PLATEL⁽¹⁾ et Nicolas P. VESSELKIN⁽²⁾

RÉSUMÉ. — L'analyse des relations encéphalo-somatiques au sein d'un échantillon d'individus adultes de *Lampetra fluviatilis* (L.) (n = 15), montre que chez cette espèce le coefficient d'allométrie encéphalo-somatique pondéral (0,57) est très voisin de celui de la Lamproie marine (0,56); il contribue à situer les Pétromyzontidés en haut d'une échelle de valeurs décroissantes dont les Mammifères occupent l'autre extrémité (0,24). On définit à cette occasion le poids somatique et le poids encéphalique de l'adulte moyen type de la Lamproie fluviatile soit : S = 64,6 g et E = 0,0525 g. L'indice d'encéphalisation calculé à partir de ces dernières données est relativement élevé (44) par rapport à celui de *Petromyzon marinus* (10), moins si on le compare à celui de *Lampetra planeri* (35). Une analyse plus approfondie doit permettre de déterminer la ou les structures encéphaliques responsables de cette particularité.

ABSTRACT. — The analysis of the brain-body relationships in a sample of 15 adults of the species *Lampetra fluviatilis* (L.) leads to a brain-body weight coefficient of allometry (0,57) close to the one of *Petromyzon marinus* (0,56); it corroborates the localization of the Petromyzontidae at the highest level of a scale of decreasing values, the lowest of which belonging to Mammals (0,24). This study also allows to determine the brain weight and the body weight values of the main adult of *Lampetra fluviatilis* (E = 0,0525 g; S = 64,6 g). The encephalization index computed with these two data is high enough (44) compared to those of the Sea lamprey (10) but closer to those of *Lampetra planeri*. Further studies of the various brain components are necessary to determine the structures involved in these peculiarities.

Key-words : *Petromyzon marinus*, *Lampetra fluviatilis*, *Lampetra planeri*, lamprey, brain-body ratios, brain-weight, allometry.

De l'individu à l'espèce, puis de l'espèce au groupe systématique (famille, ordre, classe), on peut admettre que l'organisation de l'encéphale témoigne à la fois des modalités fonctionnelles, des particularités adaptatives et du niveau d'évolution. Son analyse passe par le choix d'un critère qui sera pour nous le poids encéphalique. On sait les réserves méthodologiques que soulève ce choix : on y répondra brièvement en soulignant que notre projet n'est pas d'exprimer par un poids toute la complexité d'un encéphale, mais de comparer les poids encéphaliques d'un grand nom-

(1) Equipe de neuroembryologie expérimentale - Laboratoire d'Anatomie comparée. Université Paris 7, 2 place Jussieu 75251 PARIS CEDEX 05.

(2) Institut Sechenov de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S. - 44 avenue M. Thorez, 194223 LENINGRAD, URSS.

bre d'espèces en suivant un protocole rigoureusement identique pour chacune d'entre elles. Même si une indétermination subsiste encore sur le bien fondé théorique de cette démarche, il faut reconnaître que l'intérêt des résultats obtenus jusqu'ici justifie cette forme d'investigation.

Le poids de l'encéphale (E) est lié au poids du corps (S); on exprime cette relation par la formule de Snell (1892) : $E = k.S^\alpha$. La détermination de α et de k se fait à l'aide d'échantillons (dont l'effectif doit être au moins égal à 10), composés d'individus qui appartiennent à une même espèce (étude intraspécifique) ou qui représentent chacun une espèce différente (étude interspécifique).

La première étude conduit au coefficient d'allométrie encéphalo-somatique pondéral intraspécifique; en d'autres termes on exprime l'allométrie de croissance et de taille de l'encéphale par rapport à celle du corps au sein de l'espèce étudiée. De nombreuses espèces ont été ainsi analysées et fournissent des valeurs qui sont très voisines lorsqu'on reste au sein d'une même classe; elles diffèrent en revanche d'une classe à une autre, avec des valeurs décroissantes des Chondrichthyens aux Mammifères. On ne connaît jusqu'à présent que deux valeurs pour la classe des Agnathes; elles sont radicalement différentes et appartiennent respectivement à *Petromyzon marinus* (0,556) (Platel et Delfini, 1986) et à *Myxine glutinosa* (0,402) (Platel et Delfini, 1981). Il est souhaitable d'augmenter le nombre des données dans ces deux groupes; l'occasion nous en est fournie ici, pour les Pétromyzontidés, avec l'espèce *Lampetra fluviatilis* (L.).

La seconde forme d'investigation prend en compte des individus d'espèces différentes. Chacun d'eux correspond à l'adulte moyen type de l'espèce (dont les valeurs E et S sont le plus souvent définies à l'occasion de l'étude intraspécifique). L'échantillon correspond alors à un groupe d'espèces qui appartiennent cette fois au même ordre (ou à la même classe). Le coefficient α interspécifique mérite le nom de *coefficient de filiation* (Bauchot et Platel, 1973), qui exprime que les espèces qui constituent l'échantillon ont eu un ancêtre commun dans un passé plus ou moins lointain. Le degré d'évolution et/ou d'adaptation d'une espèce donnée peut aussi s'exprimer par un indice d'encéphalisation (dont le mode de calcul a été donné par ailleurs - Platel et Delfini, 1981). Dans ce domaine aussi, les Agnathes sont médiocrement représentés par les seuls indices de *Petromyzon marinus* (10), de *Lampetra planeri* (35) et de *Myxine glutinosa* (50,4). L'indice d'encéphalisation de la Lamproie marine est le plus faible qu'on connaisse à ce jour parmi toutes les espèces de Vertébrés déjà étudiées (Platel et Delfini, 1986); ceux de la Lamproie de Planer et de la Myxine en diffèrent de façon notable; l'analyse d'un autre Pétromyzontidé tel que la Lamproie fluviatile nous paraît souhaitable pour tenter d'expliquer ces différences.

Les 15 individus de *Lampetra fluviatilis* (L.) proviennent d'un stock d'animaux prélevés dans la Néva et maintenus en réserve par des chercheurs de l'Institut Sechenov, Leningrad (mars 1985). Après avoir été légèrement curarisés, ils sont pesés (à 0,1 g près), mesurés (au mm près) et sacrifiés. On sait en effet que d'autres paramètres somatiques, linéaires en particulier, peuvent être retenus et substitués au poids du corps (dans une formule de Snell modifiée) si ce dernier n'est pas obtenu

avec suffisamment de précision. Les variables linéaires choisies sont : la longueur museau-cloaque (a), la longueur totale (b), la longueur branchiale (c) (de l'extrémité du museau à la première poche branchiale) et la longueur nasale (d) (de l'extrémité du museau à l'orifice nasal dorsal).

L'encéphale est ensuite disséqué, isolé de la tête et pesé (à 0,1 mg près). On s'est efforcé de réaliser cette dissection (protocole et limites de l'encéphale) comme dans le cas de *Petromyzon marinus* (Platel et Delfini, 1986). Après la pesée, l'encéphale est fixé dans un excès d'A.F.A. (fixateur de Bodian) pendant 10 jours, puis conservé dans de l'alcool à 95° pendant un mois.

Le tableau I rassemble ces diverses données numériques.

Tableau I

N°	S (g)	E (g)	a (cm)	b (cm)	c (cm)	d (cm)
1	66,9	0,0535	22,7	32,0	3,4	2,15
2	63,5	0,0511	23,9	33,7	3,65	2,0
3	51,7	0,0472	23,6	33,3	3,3	1,95
4	57,0	0,0498	22,5	31,8	3,6	2,1
5	64,0	0,0524	25,2	29,3	3,8	2,3
6	70,0	0,0537	26,9	36,3	3,9	2,3
7	74,0	0,0581	26,1	35,4	3,6	2,2
8	47,2	0,0432	23,5	32,0	3,3	2,05
9	64,5	0,0513	24,3	33,9	3,5	2,1
10	65,3	0,0509	27,2	36,6	4,0	2,4
11	80,2	0,0593	27,7	37,4	3,9	2,4
12	86,4	0,0603	26,6	36,2	4,0	2,3
13	60,5	0,0529	24,2	33,0	3,6	2,1
14	74,0	0,0595	26,4	36,0	3,9	2,2
15	55,0	0,0488	23,7	33,0	3,5	2,0

RESULTATS ET DISCUSSION

Variabilité des données numériques

Il est intéressant de tester les différentes mesures et d'apprécier par là-même le degré de confiance qu'on peut accorder à l'échantillon. On calcule par exemple l'erreur standard en pour cent sur chaque ensemble de données ; il s'agit du quotient, exprimé en pourcentage, de l'écart-type à la moyenne. Cette statistique traduit la variabilité de la donnée au sein de l'échantillon.

Variabilité des données brutes

Le tableau II donne les valeurs de l'erreur standard (ES %) sur les données brutes des différentes mesures de *Lampetra fluviatilis*. A titre de comparaison on y

a ajouté celles qui appartiennent à quelques autres espèces de Vertébrés étudiées de la même façon.

Tableau II

	Effectif	ES% sur E	ES% sur S	ES% sur a
<i>Lampetra fluviatilis</i>	15	9,2	16,2	6,9
<i>Petromyzon marinus</i>	13	9,8	16,9	7,3
<i>Myxine glutinosa</i>	22	22,9	59,5	21,8
4 espèces de Squamates (a)	46 - 88	12,5	26,5	9,0
3 espèces de Squamates (b)	11 - 80	25,0	60,0	20,0

On vérifie que cette variabilité est fonction de l'amplitude de l'échantillon et qu'à cet égard les deux Pétromyzontidés sont très comparables. A titre indicatif on retrouve des valeurs du même ordre dans un premier lot d'espèces de Squamates (a) : *Agama inermis*, *Chamaeleo lateralis*, *Lacerta muralis*, *Lacerta viridis* ; en revanche la Myxine fournit des valeurs voisines de celles qu'on trouve dans un second lot de Squamates (b) : *Tarentola mauritanica*, *Chalarodon madagascariensis*, *Agama agama* (Platel, 1974). On remarque aussi que le poids encéphalique est bien plus stable que le poids somatique et que sa variabilité est environ la moitié de celle du poids du corps en entier.

Variabilité du poids de l'encéphale à poids somatique constant (ou variabilité isopondérale).

Cette statistique s'obtient après avoir calculé, pour chaque individu, le poids encéphalique rapporté à un poids somatique unitaire ; on utilise pour cela la relation d'allométrie intraspécifique E/S dont il sera question plus loin. On calcule alors l'erreur standard en pour cent sur cette nouvelle donnée. Le tableau III réunit les valeurs obtenues chez *Lampetra fluviatilis*, mais aussi celles qui ont été déjà recueillies chez un certain nombre d'espèces de Vertébrés.

Tableau III

	Effectif	ES%	Auteurs	
<i>Lampetra fluviatilis</i>	15	2,7	présent article	
<i>Petromyzon marinus</i>	13	3,9	Platel et Delfini (1986)	
<i>Myxine glutinosa</i>	22	10,1	Platel et Delfini (1981)	
<i>Scyliothinus canicula</i>	66	9,0	Ridet <i>et al.</i> (1973)	
<i>Torpedo marmorata</i>	26	11,6	Bauchot <i>et al.</i> (1976)	
Autres groupes :	Effectif (intervalle)	ES% moyenne	ES% valeurs extrêmes	
Poissons Téléostéens	32 - 82	9,3	6,2 - 12,3	Ridet (1982)
Amphibiens Urodèles	14 - 82	9,1	5,5 - 14,2	Thireau (1975)
Reptiles Squamates	11 - 88	6,4	4,6 - 8,3	Platel (1974 et 1975)

Les valeurs se situent entre 2,7 % et 14,2 %. Pour une espèce donnée, il n'y a pas de relation entre le pourcentage obtenu et l'effectif de l'échantillon. On remarque encore la faible variabilité des deux espèces de *Pétromyzontidés*. Elle trouve dans les deux cas son explication dans l'homogénéité des échantillons, totalement composés d'individus du même âge, arrivés au même stade de leur évolution biologique (migration anadrome). Pour la Lamproie fluviatile, cette observation est en accord avec celle de Polenov *et al.* (1974) qui proposent par ailleurs une longueur du corps de 25 à 35 cm pour les individus parvenus à l'état adulte ; dans notre échantillon la longueur moyenne est de 34,0 cm (avec un écart-type de 2,3). On peut donc être assuré que nos spécimens n'ont pas encore subi la surprenante diminution de longueur dont fait état Cotronei (1926) et qui peut atteindre 16 % à 20 % après trois mois de migration. Tous les individus de l'échantillon ne s'alimentent cependant plus et les denticules cornés de leur entonnoir buccal sont déjà considérablement atrophiés.

On retiendra de ce premier test que l'échantillon de *Lampetra fluviatilis* est bien composé d'individus adultes et qu'il présente des caractéristiques somatiques analogues à celles de *Petromyzon marinus* précédemment étudié (Platel et Delfini, 1986), avec lequel on se propose maintenant de réaliser d'autres comparaisons.

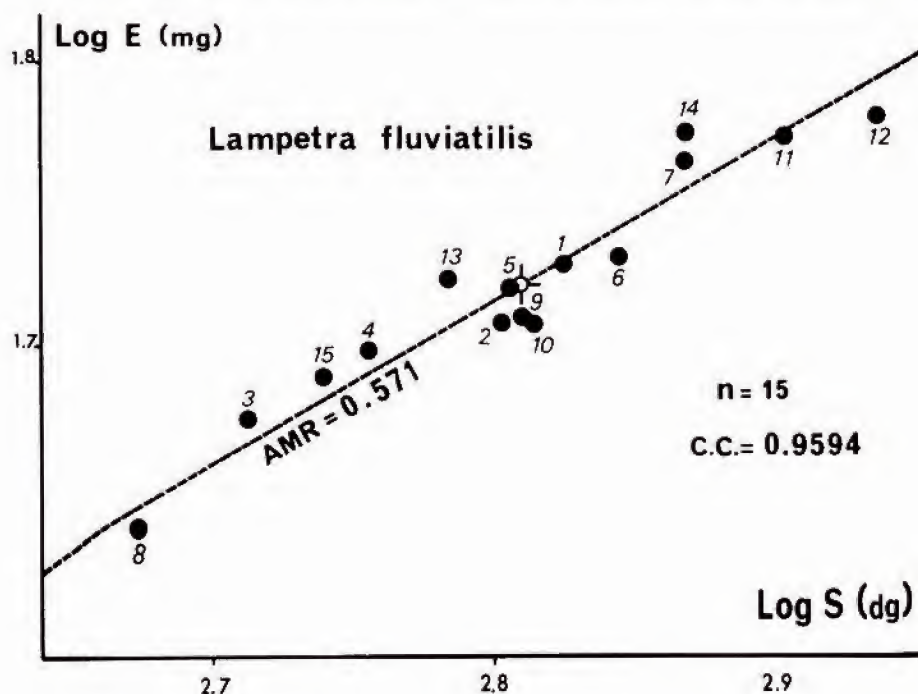


Fig. 1. — *Lampetra fluviatilis* : Corrélation entre le poids encéphalique E (exprimé en mg) et le poids somatique S (exprimé en dg). Doubles coordonnées logarithmiques.

AMR : axe majeur réduit ; n : effectif ; CC : coefficient de corrélation. Le point représentatif de chaque individu est accompagné de son numéro de protocole. Le centre de gravité du nuage de points est indiqué par une + : il désigne l'individu moyen type de *Lampetra fluviatilis*.

Le coefficient encéphalo-somatique pondéral intraspécifique

Le graphique de la figure 1 illustre la répartition des points représentatifs de notre échantillon en doubles coordonnées logarithmiques $\log E / \log S$. Le calcul de la pente des différentes droites d'ajustement conduit aux valeurs suivantes : coefficient de régression (CR) : 0,548 ; axe majeur réduit (AMR) : 0,571 ; axe principal de l'ellipse (APE) : 0,550. Les paramètres E et S y sont assez étroitement liés puisque le coefficient de corrélation (CC) est de 0,9594. On a donné par ailleurs (Platel, 1974) les raisons qui nous font préférer l'axe majeur réduit aux autres droites ajustement ; mais le calcul de l'axe principal de l'ellipse nous permet de dire que la valeur trouvée ici n'est pas très éloignée de celle que proposent Ebinger *et al.* (1983) pour un autre lot de *Lampetra fluviatilis* (APE = 0,581).

La valeur (AMR = 0,571) du coefficient α d'allométrie intraspécifique pondérale de la Lamproie fluviatile appelle quelques commentaires :

- Elle situe cette espèce au voisinage de la Lamproie marine (0,556) et renforce l'isolement de la Myxine (0,402).
- Les Pétromyzontidés (moyenne pondérée pour les deux espèces = 0,564) sont bien confirmés au niveau le plus élevé des valeurs du coefficient d'allométrie intraspécifique. Le tableau IV rappelle en effet l'échelonnement des valeurs de ce coefficient dans les autres groupes de Vertébrés ; la figure 2 (pour laquelle on a préféré faire appel à l'inverse de α) en donne une illustration.

Tableau IV

	nombre d'espèces étudiées	valeur de α (moyenne pondérée)	auteurs
Agnathes :			
Pétromyzontidés	2	0,564	présent article
<i>Myxine glutinosa</i>		0,402	Platel et Delfini (1981)
Chondrichthyens :	3	0,551	Bauchot <i>et al.</i> (1976) Platel <i>et al.</i> (1986)
Ostéichthyens :			
Téléostéens	36	0,487	Ridet <i>et al.</i> (1977)
Chondrostéens	3	0,541	Diagne (1979)
Amphibiens :			
Urodèles	9	0,498	Thireau (1975)
Anoures	14	0,458	Diagne <i>et al.</i> (1981)
Reptiles Squamates :	12	0,430	Platel (1979)
Oiseaux :			
<i>Gallus domesticus</i>		0,365	Platel <i>et al.</i> (1972)
Mammifères :		0,240	Bauchot et Diagne (1973)

Chaque valeur numérique de α (et chaque point de la figure 2) correspond à une moyenne pondérée par l'effectif de l'échantillon d'origine. Les écarts à cette moyenne peuvent parfois être importants : par exemple chez les Téléostéens, comme le souligne à juste raison Szarski (1980) ; dans d'autres groupes, en revanche, les valeurs sont plus proches les unes des autres : par exemple chez les Reptiles Squamates où la moyenne est de 0,430 avec un écart-type de 0,4 (Platel, 1979). Il est par ailleurs difficile d'établir un test qui permettrait d'apprécier le degré de significativité des différences observées. Il n'en reste pas moins vrai qu'un certain échelonnement existe des Agnathes aux Mammifères et qu'il peut être interprété comme le reflet d'un processus évolutif (Ridet *et al.*, 1977). Certains auteurs sont allés plus loin dans ce domaine : Diagne *et al.*, (1981) proposent de voir dans la diminution du taux d'allométrie (surtout des Amphibiens Anoures aux Mammifères), l'expression de la place croissante prise par les comportements acquis sur les comportements innés.

— On retiendra enfin la place particulière tenue par la Myxine au sein des Agnathes et celle de l'Esturgeon parmi les Ostéichthyens. Des explications ont déjà été proposées à l'égard de la première dans un précédent article (Platel et Delfini, (1981) ; quant à la seconde espèce on se contentera de souligner, pour l'instant, qu'elle se place curieusement au même échelon que les Chondrichthyens.

— L'étude de cet échantillon est enfin l'occasion de définir un poids somatique et un poids encéphalique représentatifs de l'adulte moyen type de l'espèce *Lamprologus fluviatilis* : on retiendra pour cela les coordonnées du centre de gravité du nuage de points, soit $E = 0,0526$ g et $S = 64,6$ g. Ces valeurs sont sensiblement différentes de celles qu'on peut déduire de l'article d'Ebinger *et al.* (1983) ($E = 0,0318$ g et $S = 55,0$ g), mais on n'est pas assuré que le poids de l'encéphale soit correct chez ces auteurs, dans la mesure où les individus de leur échantillon n'ont pas tous subi le même traitement.

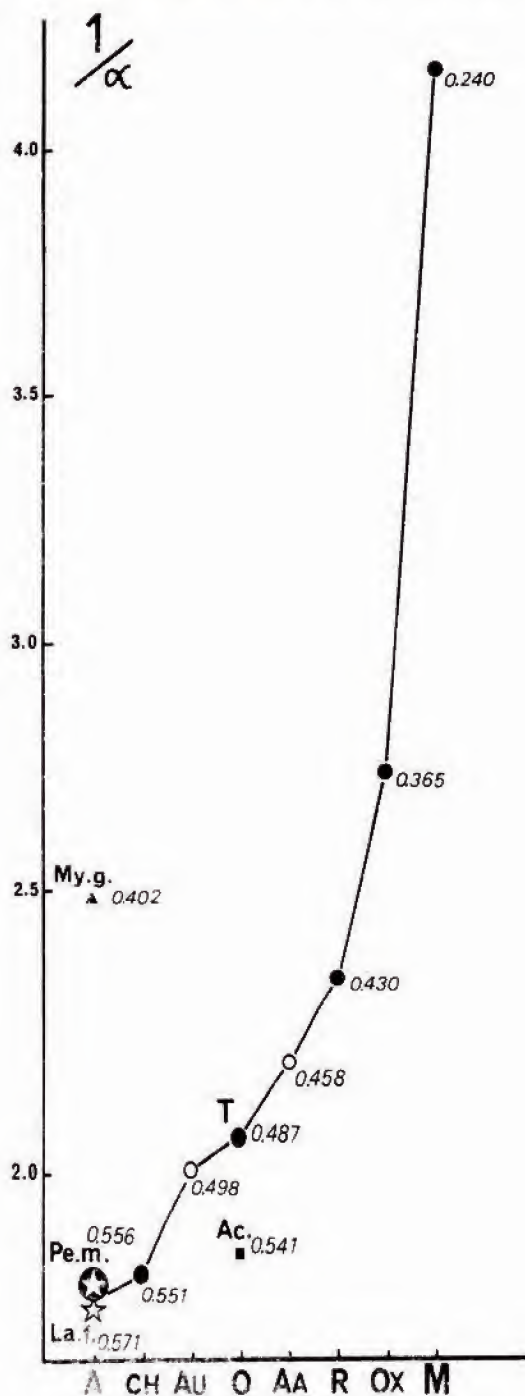
Autres relations encéphalo-somatiques

On a dit plus haut qu'une donnée linéaire peut se substituer au poids somatique lorsque celui-ci n'est pas connu avec une précision suffisante. On étudie à cet effet les relations E/a , E/b , E/c et E/d ; les résultats sont réunis dans la partie gauche du tableau V :

Tableau V

nature de la relation	AMR	CC	nature de la relation	AMR	CC
E/a	1,355	0,663	a/S	0,422	0,727
E/b	1,377	0,573	b/S	0,415	0,629
E/c	1,412	0,697	c/S	0,404	0,764
E/d	1,396	0,626	d/S	0,410	0,722

Le calcul des coefficients de corrélation (CC) montre que d'une façon générale le poids encéphalique est bien moins lié aux données linéaires qu'il ne l'est au poids somatique. On retiendra cependant que c'est avec les longueurs branchiales (c) et



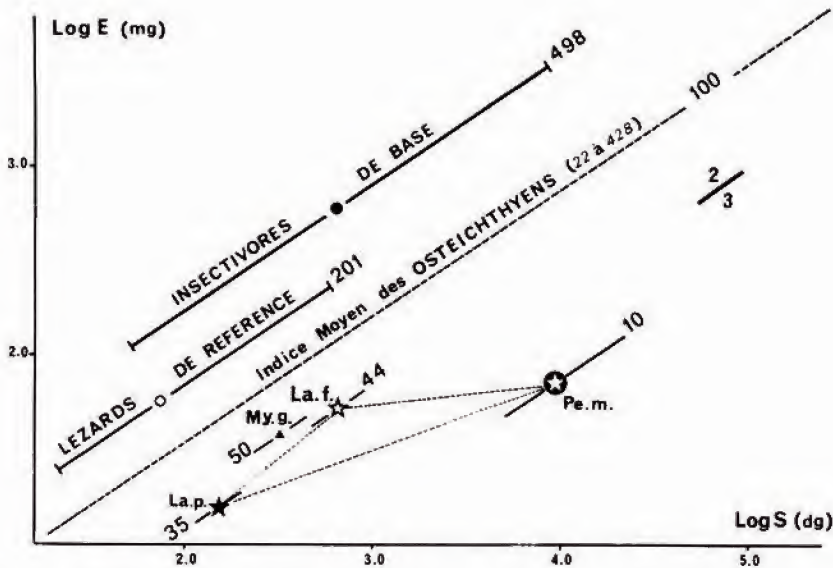


Fig. 3. — Corrélation entre le poids encéphalique E (exprimé en mg) et le poids somatique S (exprimé en dg) pour un certain nombre de Vertébrés. Doubles coordonnées logarithmiques. On retient pour le calcul des indices d'encéphalisation la droite de pente $2/3$; celle qui passe par le point représentatif de *Petromyzon marinus* (Pe.m.) désigne un niveau indiciaire que nous avons fixé à 10. On retrouve les 4 espèces d'Agnathes mentionnées dans cette étude : *Petromyzon marinus* (Pe.m.), *Lampetra planeri* (La.p.) (indice 35), *Lampetra fluviatilis* (La.f.) (indice 44) et *Myxine glutinosa* (My.g.) (indice 50). L'indice 100 peut être retenu comme indice moyen des Ostéichthyens (d'après des données de Platel *et al.* 1977 et Ridet, 1982); on fait également figurer le niveau d'encéphalisation des Lézards de Référence (Platel, 1974 et 1975) et celui des Insectivores de Base (Bauchot et Stephan, 1964 et 1966), accompagnés de leur centre de gravité et de leur indice respectifs.

cloacale (a) que la relation est la moins mauvaise.

L'analyse des relations longueurs par rapport au poids somatique donne des résultats de même nature (voir tableau V, partie droite). Elle doit théoriquement conduire à un coefficient d'allométrie de $1/3$, ce qui n'est pas tout à fait le cas ici, sans doute à cause de la médiocrité des coefficients de corrélation.

Ces deux séries d'analyses conduisent finalement à retenir la longueur branchiale (c) ou à défaut la longueur cloacale (a) si le poids somatique est défaillant. Ce résultat présente des analogies avec celui que nous apporte la Lamproie marine chez qui on préfère les longueurs cloacale et branchiale à toute autre donnée linéaire (Platel et Delfini, 1986).

Fig. 2. — Evolution du coefficient d'allométrie encéphalo-somatique pondéral intraspécifique α (ici son inverse) en fonction des différents groupes de Vertébrés. Chaque point correspond à la valeur moyenne qui l'accompagne.

A : Agnathes; La.f. : *Lampetra fluviatilis*; Pe.m. : *Petromyzon marinus*; My.g. : *Myxine glutinosa*; CH : Chondrichthyens; AU : Amphibiens Urodèles; O : Ostéichthyens; T : Téléostéens; Ac : Acipenser; AA : Amphibiens Anoures; R : Reptiles Squamates; Ox : Oiseaux (*Gallus domesticus*); M : Mammifères.

Etude interspécifique : indices d'encéphalisation

Cette dernière analyse a pour objet de situer la Lamproie fluviatile parmi les autres espèces d'Agnathes étudiées de la même façon, en prenant cette fois comme critère les indices d'encéphalisation. Les Agnathes sont eux-mêmes comparés à quelques groupes de Vertébrés dont les points figuratifs s'organisent en nuages qui admettent chacun une droite d'équilibre voisine de la valeur théorique 2/3. Il s'agit des Insectivores de base (Bauchot et Stephan, 1964 et 1966), des Lézards de référence (Platel, 1974 et 1975) et des Ostéichthyens (d'après les données de Platel *et al.*, 1977 et celles de Ridet, 1982 pour les Téléostéens plus particulièrement). L'ensemble de ces informations est illustré par la figure 3.

La Lamproie marine se révèle bien être le Vertébré le moins encéphalisé; si on fixe à 10 la valeur de son indice d'encéphalisation, les Insectivores de base (avec 498 pour indice) sont 50 fois plus encéphalisés, les Lézards de référence (indice 209), 20 fois plus.

Les Ostéichthyens montrent une large dispersion de leurs indices, avec pour valeurs extrêmes *Muraenichthys species* (24) et *Carangoides equilla* (428), mais on peut admettre que la valeur 100 leur serve d'indice moyen : *Acipenser stellatus* (68), *Lepisosteus platystomus* (109), *Polypterus senegalensis* (124), *Cyprinus carpio* (115), *Labrus berggylta* (132), *Protopterus dolloi* (123) (Platel et Delfini, 1986).

Chez les Agnathes on constate que la Lamproie fluviatile est relativement éloignée de la Lamproie marine, avec un indice d'encéphalisation de 44,2. Cela ne surprend guère dans la mesure où nous avons déjà trouvé un indice également élevé chez la Lamproie de Planer (35). On sait cependant que, chez cette dernière, la différence de niveau d'encéphalisation ne repose pas sur une organisation encéphalique modifiée comme cela est en revanche le cas chez la Myxine (Platel et Delfini, 1986). Une analyse quantifiée des principales subdivisions de l'encéphale de la Lamproie fluviatile doit être réalisée au même titre que chez la Lamproie de Planer. Elle permettra de mieux connaître le plan d'organisation encéphalique des Pétromyzontidés et surtout d'y mettre en évidence les éléments de variabilité interspécifique. Peut-être sera-t-on conduit alors à reconsidérer le cas de la Lamproie marine qui le faible niveau d'encéphalisation singularise même au regard d'espèces voisines qui n'en diffèrent, en première approximation, que par la taille.

REFERENCES

- BAUCHOT R. et M. DIAGNE, 1973. — La croissance encéphalique chez *Hemicentetes semispinosus* (Insectivora, Tenrecidae). *Mammalia*, 37 : 468-477.
- BAUCHOT R. et R. PLATEL, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, 4 (40) : 468-1077.
- BAUCHOT R. et H. STEPHAN, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool. Stockh.*, 45 : 63-75.
- BAUCHOT R. et H. STEPHAN, 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, 30 : 160-196.
- BAUCHOT R., PLATEL R. et J.M. RIDET, 1976. — Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, 2 : 305-310.

- COTRONEI G., 1926. — Sulla biologia del *Petromyzonti*. III. Il fenomeno dell'accorciamento nella maturità sessuale del *Petromyzon marinus*. *Atti Acad. Lincei Roma*, 3 : 37-40.
- DIAGNE M., 1979. — L'encéphale des Chondrostéens. Morphologie et analyse quantitative. *Arch. et Doc. microéd.* SN 79 651 331, Mus. natn. Hist. nat., Paris.
- DIAGNE M., THIREAU M. et R. BAUCHOT, 1981. — L'allométrie de croissance chez les Amphibiens Anoures. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4^e sér., 3, sect. A, (1) : 269-275.
- EBINGER P., WÄCHTLER K. et S. STÄHLER, 1983. — Allometrical studies in the brain of cyclostomes. *J. Hirnforsch.*, 24 : 545-550.
- PLATEL R., 1974. — Poids encéphalique et indice d'encéphalisation chez les Reptiles Sauriens. *Zool. Anz.*, 192 : 332-382.
- PLATEL R., 1975. — Nouvelles données sur l'encéphalisation des Reptiles Squamates. *Z.f. Zool Syst. u. Evolutionsf.*, 13 : 161-184.
- PLATEL R., 1979. — Brain weight-body weight relationships in GANS, C., NORTHCUTT, R. G. et P. ULINSKI. *Biology of the Reptilis*, 9 A : 147-171, Acad. Press London & New York.
- PLATEL R., BAUCHOT R. et C. DELFINI, 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période post-natale. *Z. Wiss. Zool.*, 185 : 88-104.
- PLATEL R. et C. DELFINI, 1981. — L'encéphalisation chez la Myxine (*Myxine glutinosa* L.). Analyse quantifiée des principales subdivisions encéphaliques. *Cah. biol. mar. Roscoff*, 22 : 407-430.
- PLATEL R. et C. DELFINI, 1986. — L'encéphalisation chez la Lamproie marine, *Petromyzon marinus* (L.). Analyse quantifiée des principales subdivisions encéphaliques. *J. Hirnforsch.* (sous presse).
- PLATEL R., RIDET J.M., BAUCHOT R. et M. DIAGNE, 1977. — L'organisation encéphalique chez *Amia*, *Lepisosteus* et *Polypertus* : morphologie et analyse quantitative comparées. *J. Hirnforsch.*, 18 : 69-73.
- PLATEL R., DELFINI C. et M. DIAGNE, 1986. — Brain body ratio in holocephalian fishes. *Proc. V. Congr. Europ. Ichthyol. Stockholm* (12-16 août 1985) (sous presse).
- POLENOV A.L., BELENKY M.A. et M.S. KONSTANTINOVA, 1974. — The hypothalamo-hypophysial system of the lamprey, *Lampetra fluviatilis* L. *Cell. Tiss. Res.*, 150 : 505-519.
- RIDET J.M., 1982. — Analyse quantitative de l'encéphale des téléostéens : caractères évolutifs et adaptatifs de l'encéphalisation. Thèse Doctorat ès Sciences, Université Paris 7 (1 fascicule photocopié texte 306 p., 1 fascicule photocopié 63 tableaux et 105 figures).
- RIDET J.M., BAUCHOT R., DELFINI C., PLATEL R. et M. THIREAU, 1973. — L'encéphalisation de *Scyliorhinus canicula* (Linné 1758) (Chondrichthyes Selachi, Scyliorhinidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Cah. biol. mar. Roscoff*, 14 : 11-28.
- RIDET J.M., BAUCHOT R., DIAGNE M. et R. PLATEL, 1977. — Croissance ontogénétique et phylogénétique de l'encéphale des Téléostéens. *Cah. biol. mar. Roscoff*, 18 : 163-176.
- SNELL O., 1892. — Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Ark. Psych. u. Nervenkr.*, 23 : 436-446.
- SZARSKI H., 1980. — A functional and evolutionary interpretation of brain size in Vertebrates in HECHT, M.K., STEERE, W.C. et B. WALLACE. *Evolutionary biology*, 13 : 149-174, Plenum Publ. Corp.
- THIREAU M., 1975. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. Ntn. Hist. nat.*, 3^e sér., 297, Zool. 207 : 467-482 et 483-501.

Ce travail a été réalisé à l'occasion d'un séjour du premier auteur à l'Institut Sechenov de Leningrad sur l'invitation de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S., le transport Paris-Moscou-Paris étant financé par le Ministère français des Relations Extérieures.